海岸桐的抗旱生物学特性

李晓盈[1,2]，刘东明[2*]，简曙光[2]，王发国[2]，赵文忠[3]
（1. 华南农业大学，广州 510642 ；2. 中国科学院华南植物园，广州 510650；3. 河北曲港高速公路开发有限公司，河北 定州 073000）

摘　要：南沙群岛土壤主要以珊瑚砂为主，由于其光照强、土壤水分和养分贫瘠等环境条件，导致很少植物能够在岛上正常生长。为了快速恢复南沙岛礁的植被，需要筛选出抗旱性强的植物并进行引种。海岸桐（*Guettarda speciosa*）是一种典型的热带海岸植物，在海岛和海岸带防风固沙及植被生态恢复等方面发挥着重要作用。该研究以西沙永兴岛自然环境下的海岸桐为研究材料，对其形态解剖学特征、抗氧化能力、抗逆性物质含量及营养元素含量等进行了研究。结果表明：随着干旱程度增强，海岸桐栅栏组织与海绵组织的比值和叶片厚度等结构都会增加，能有效减少植物体内水分的流失，节水能力较强；其体内的超氧化物歧化酶和过氧化氢酶活性快速增加，脯氨酸含量也不断增加，证明海岸桐有较强的抵御干旱的调节能力；其根部营养物质含量少但叶片营养物质含量高，叶绿素总含量减少的速度慢，说明海岸桐能够高效利用养分且受干旱胁迫的损害程度小。综合可见，海岸桐抗旱能力强，能在土壤水分的环境下正常生长，可引种于南沙岛礁。

关键词：海岸桐，抗旱性，形态解剖学特征，抗逆性物质，营养元素

中图分类号：Q948　　　　　　**文献标识码：**A

Biological characteristics of drought resistance of *Guettarda speciosa*

LI Xiaoying[1,2], LIU Dongming[2*], JIAN Shuguang[2],
WANG Faguo[2], ZHAO Wenzhong[3]

(1. *South China Agricultural University*, Guangzhou 510642, China; 2. *Guangdong Provincial Key*

基金项目：国家重点研发计划项目(2016YFC1403002)；中国科学院 A 类战略性先导科技专项项目(XDA13020500)；科技基础资源调查专项（2018FY100107 ）；河北省交通运输厅科技攻关项目（QG2018-10）[Supported by the National Key R & D Program of China (2016YFC1403002) ; Strategic Priority Research Program of the Chinese Academy of Sciences(XDA13020500); Special Project of Science and Technology Basic Resources investigation (2018FY100107); Science and Technology Breakthrough Project of Hebei Provincial Department of Transport(QG2018-10)]。

作者简介：李晓盈(1998-)，女，广东佛山人，本科生，从事土壤生态研究，（E-mail）1016406082@qq.com。

***通信作者：**刘东明，硕士，副研究员，从事植物分类和植物资源与应用研究，（E-mail）liudm@scbg.ac.cn。

of Applied Botany, *South China Botanical Garden*, *Chinese Academy of Sciences*, Guangzhou 510650, China; 3. *Hebei Qugang Expressway Development Co*., *LTD*., Dingzhou 073000, Hebei, China)

Abstract: Due to the environmental conditions of Spratly Islands, such as strong sunlight, poor soil moisture and nutrient, few plants can grow normally on the island. In order to restore the vegetation ecology of Spratly Islands, drought-resistant plants should be selected and introduced. *Guettarda speciosa* is a typical tropical coastal plant, which plays an important role in windproof and sand-fixing in island and coastal zones and vegetation ecological restoration. This study studied the morphological and anatomical characteristics, antioxidant capacity, stress resistant material content and nutrient element content of paulodendrum under the natural environment of Spratly Islands. The results were as follows: the ratio of palisade tissue to sponge tissue, leaf thickness and other structures increased with the increase of drought degree, which could effectively reduce the water loss in plants and save water; The activity of superoxide dismutase and catalase in the body increased rapidly, and the content of proline also increased continuously, which proved that *G. speciosa* has a strong ability to resist drought; The content of nutrients in the root is low, but the content of nutrients in the leaves is high, and the rate of total chlorophyll content decreasing is slow, indicating that *G. speciosa* can use nutrients efficiently and suffer little damage from drought stress. It can be concluded that *G. speciosa* has strong drought resistance ability and can grow normally in the environment with poor soil moisture, which can be introduced to Spratly Islands.

Key words: *Guettarda speciosa*, drought resistance, morphological and anatomical characteristics, stress resistant substances, nutritional elements

南沙群岛地处我国最南端，具有重要的战略地位（刘东明等，2015）。南沙群岛属热带季风气候，终年炎热，四季皆夏。年平均气温 27~28 ℃，年降雨量 1 500~2 200 mm，每年 6 月至 11 月是雨季，12 月至翌年 5 月为旱季。岛礁土壤以珊瑚砂为主，保水性差，缺乏真正的土壤及肥力。岛礁上海风大、高盐（含空气中盐雾）、土壤 pH 值高、光照强烈、蒸发强烈、旱季特别干旱。该生境条件下，仅适合耐旱、耐盐的植物种类定居、生长。

海岸桐（*Guettarda speciosa*），茜草科海岸桐属常绿小乔木，高 3~5 m，有时高可达 8 m（图 1）；树皮黑色，光滑；小枝粗壮，交互对生，有明显的皮孔，被脱落的茸毛。叶对生，

薄纸质，阔倒卵形或广椭圆形，顶端急尖，钝或圆形，基部渐狭。聚伞花序常生于已落叶的叶腋内，有短而广展、二叉状的分枝，分枝密被茸毛；萼管杯形，长 2~2.5 ㎜，萼檐管形，截平；花冠白色，盛开时长 3.5~4 ㎝，管狭长，顶端 7~8 裂，裂片倒卵形，长约 1 ㎝，顶端急尖；花丝极短。核果幼时被毛，扁球形，直径 2~3 ㎝，有纤维质的中果皮；种子小，弯曲。花期 4 月至 7 月。产海南、台湾。分布于热带海岸。生于海岸砂地的灌丛边缘。本种是滨海潮汐的树种之一，普遍生长在热带海岸尤以马来半岛东部和西部生长茂密（中国植物志，1990）。海岸桐树形优美，是很好的绿化植物（任海等，2017）。海岸桐木材较好，抗风力强，树木高度适宜，且为本土树种，可成为很好的海岸防风林。

目前，对海岸带适生植物及其生物学特性已开展研究(王瑞江等，2017)，例如，对抗风桐(*Pisonia grandis*)（王馨慧等，2017）、草海桐(*Scaevola sericea*)（徐贝贝等，2018）和红厚壳(*Calophyllum inophyllum*)（张世柯等，2019）等热带滨海植物的抗旱生物学特性进行了研究，分析了这些植物受干旱胁迫后其形态结构和生理生化特性的变化特征，并提出评定植物的抗逆能力和适应能力较完善的方法。海岸桐为西沙岛礁植被群落构成的重要种类，但国内尚缺乏对海岸桐的抗旱生物学特性和适应热带珊瑚砂环境能力等方面的研究，缺乏科学地保护与开发利用海岸桐的科学数据。本研究以永兴岛的野生海岸桐为材料，通过对照试验对其进行轻度干旱胁迫、中度干旱胁迫和重度干旱胁迫，对其不同状态下的形态解剖学特征、抗氧化能力、抗逆性物质含量以及营养元素含量等生态生物学特性进行了测定和分析，以期为我国南沙岛礁植被构建和恢复过程中植物引种提供基础资料和参考。



图 1 海岸桐全株

Fig.1 Whole plant of *Guettarda speciosa*

1 材料与方法

1.1 材料与研究地概况

海岸桐材料采自西沙群岛的永兴岛。永兴岛为热带海洋季风性气候，年平均降水量 1 382 mm，但多集中在 5 月至 9 月，干湿季差异明显。年平均气温为 26.3 ℃，年太阳辐射量大，日照时数长，终年高温，蒸发量大；土壤基质为珊瑚和贝壳类残体在鸟粪的长期作用下形成的磷质石灰土和滨海盐土（李颖虹等，2004）。永兴岛原有植被较好，植物种类超过 300 种。近些年由于人类活动的干扰，自然植被面积显著减少。常见的野生植物种类有草海桐（*Scaevola sericea*）、银毛树（*Argusia argentea*）、海岸桐（*Guettarda speciosa*）、抗风桐（*Pisonia grandis*）、橙花破布木（*Cordia subcordata*）、厚藤（*Ipomoea pescaprae*）、过江藤（*Phyla nodiflora*）、孪花蟛蜞菊（*Wedelia biflora*）等，在西沙植被较好的永兴岛、东岛等岛屿，海岸桐群落有较大面积分布，以单优群落或与橙花破布木、抗风桐等混生。

1.2 研究方法

2017 年 4 月在西沙永兴岛选取原生环境下高约 80 cm 健壮的海岸桐带回广州中国科学院华南植物园实验大棚，在 30 cm ×25 cm 的花盆内进行培育，培育基质为珊瑚砂：红壤土：椰糠：泥炭土：有机肥=8：1：0.5：0.3：0.2。选取其中 24 株长势基本一致的海岸桐进行模拟干旱控制试验。

试验开始前，把 24 盆海岸桐盆栽苗随机分成 4 组，每组 6 盆。以同一条件养护浇灌 7 天，保持各盆栽苗土壤含水量在 45%~55%之间，其中 3 组进行自然干旱，当土壤含水量符合 35%~45%（轻度干旱）、25%~35%（中度干旱）和 15%~25%（重度干旱）等范围时开始干旱实验并计算各组干旱时间，分别于第 0、1、6、9、13、18 天从各组内随机采集生长发育良好的成熟叶片和枝条，带回实验室后进行各项指标的测定并进行数据分析。干旱试验期间每天用水分测定仪测定各组的土壤含水量，并根据含水量数据浇水 50~200 mL，把土壤含水量控制在试验要求的范围内。并且定期在各组内随机调换植株位置，尽量保证各组植株除水分外其他生长条件一致，减少试验误差。

1.2.1 形态解剖学特征

通过解剖叶片结构来分析形态解剖学特征，采用常规方法制作叶片切片（梁彦等，2007），在显微镜下观测叶片厚度、上表皮和下表皮厚度、栅栏组织和海绵组织的厚度等。

1.2.2 抗氧化酶活性及抗逆性物质含量的测定

超氧化物歧化酶（SOD）活性采用氮蓝四唑光还原法（李合生等，2000）测定；过氧化

氢酶(CAT)活性采用紫外吸收法(邹琦，2000)测定；过氧化物酶(POD) 活性用愈创木酚法（Amalo et al., 1994）测定。

脯氨酸(Pro) 含量采用酸性茚三酮染色法（李合生等，2000）测定；丙二醛（MDA）含量的测定参考张宪政（1992）的方法。

1.2.3 叶片叶绿素含量与根茎叶营养元素的测定

叶片叶绿素含量测定采用丙酮浸提比色法（高俊凤，2006）。

将野外采集的根茎叶样品置于烘箱中 65 ℃ 烘干，然后磨碎过筛，采用靛酚蓝比色法测定氮含量，钼锑抗比色法测定磷含量，火焰光度计法测定钾含量（Cornelissen et al., 2003）。

1.3 数据统计与分析

实验数据采用 Excel 2018 软件进行处理,对数据进行单因素方差分析方法，分析胁迫处理对抗氧化酶活性、渗透调节物质脯氨酸、丙二醛等物质等的影响，用邓肯实验（Duncan test）比较不同干旱胁迫程度之间的差异并作图（Graphpad Prism 8.0.2）。

2 结果与分析

2.1 形态解剖学特征

海岸桐的形态解剖学特征如表 1 和图 2 所示。由表 1 可以看出，栅栏组织与海绵组织的比值随着干旱程度增强而增加，在含水量 25%~55%时，比值在 0.555~0.595 范围，在含水量 15%~25%时，比值明显升高达到 0.718。由图 2 可以看出，其叶肉内海绵组织细胞排列疏松，胞间间隙大，具有较大液泡。在正常水分时，叶片厚度、上表皮厚度、栅栏组织厚度分别是 201.658、25.379、56.388 μm，随着干旱程度增强，它们分别增加到 263.362μm、40.430、78.884 μm， 而下表皮厚度、海绵组织厚度和栅栏组织宽度均有减少趋势，分别减少为正常水分时的 56.7%（从 32.494 μm 减少到 18.422 μm）、84.3%（从 115.040 μm 减少到 96.969 μm）和 38.5%（从 20.120 μm 减少到 7.741 μm）。

表 1 干旱胁迫下海岸桐的形态解剖学特征

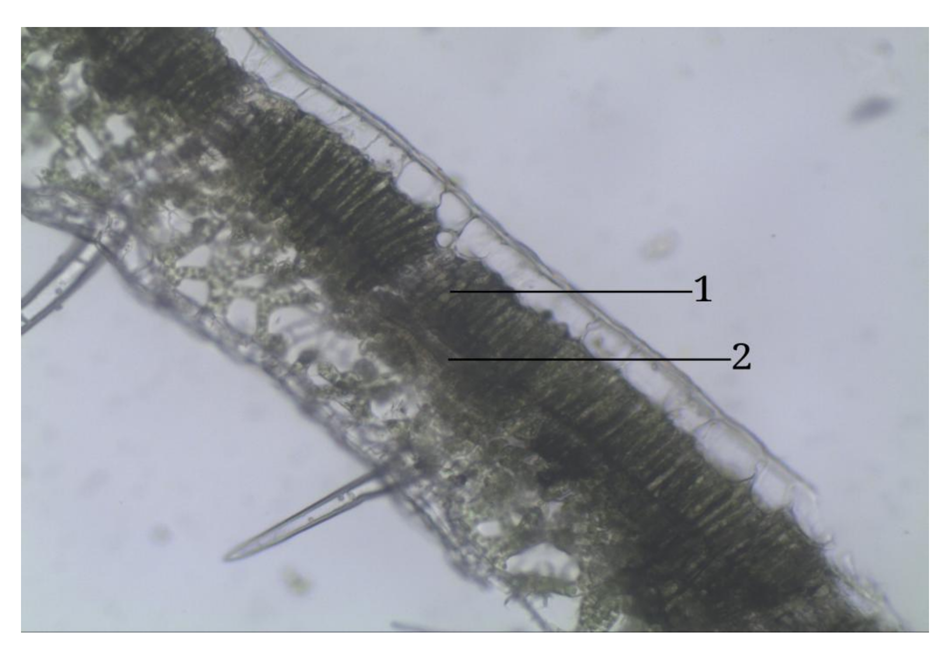
Table1 Morphological and anatomical characteristics of *Guettarda speciosa* under the effects of drought stress

指标 Index	各处理组数值 Values of each treatment group

	正常 CK	低度干旱 Low drought	中度干旱 Medium drought	重度干旱 High drought
叶片厚度 Leaf thickness (μm)	201.658±26.207b	220.092±20.478ab	246.724±6.856ab	263.362±28.642a
上表皮厚度 Epicuticle thickness (μm)	25.379±6.493a	27.850±4.228a	38.244±4.709a	40.430±7.475a
栅栏组织厚度 Thickness of palisade tissue(μm)	56.388±8.539b	61.901±9.096ab	68.444±2.198ab	78.884±5.281a
海绵组织厚度 Thickness of spongy tissue(μm)	115.040±6.130a	111.440±13.085a	109.890±17.368a	96.969±17.978a
下表皮厚度 Hypodermis thickness (μm)	32.494±9.629a	25.178±3.567a	20.154±2.732a	18.422±4.605a
栅栏组织宽度 Width of palisade tissue(μm)	20.120±4.352a	15.092±1.050ab	10.070±1.195bc	7.741±0.440c
栅栏/海绵 Palisade tissue/Spongy tissue	0.490±0.073b	0.555±0.019b	0.623±0.115ab	0.813±0.160a

注：不同字母表示组间差异显著(P<0.05)。下同。

Note: Different letters indicate significant differences between groups (P<0.05). The same below.



1. 栅栏组织; **2**. 海绵组织。

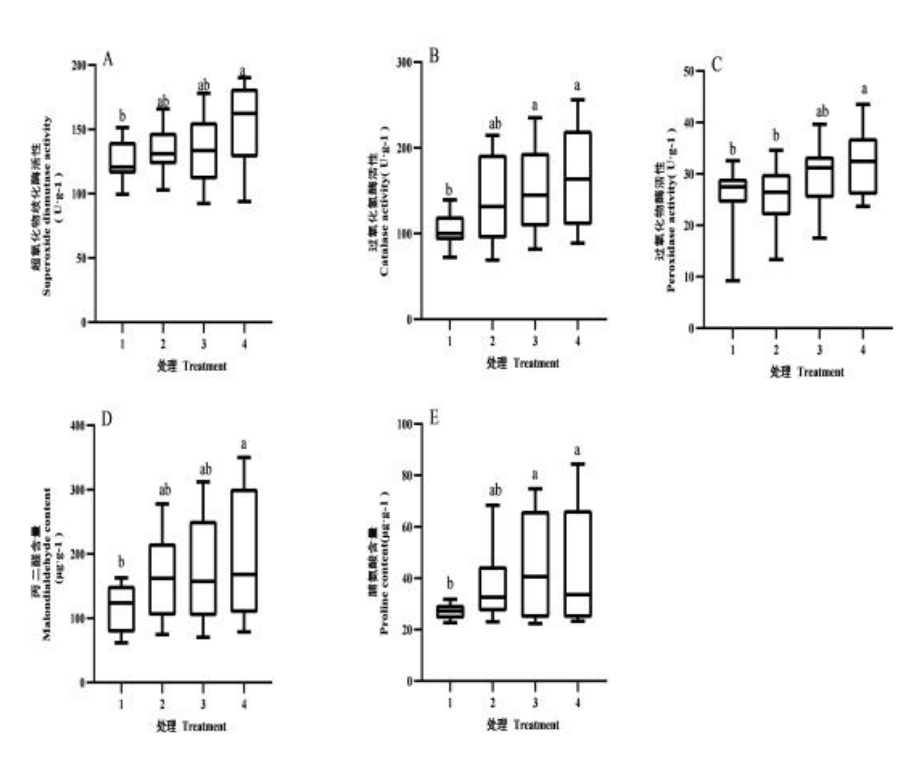
1. Palisade tissue; **2**. Spongy tissue.

图 2 海岸桐叶片的解剖结构

Fig. 2 Anatomical structure of *Guettarda speciosa* leaves

2.2 抗氧化酶活性及抗逆性物质含量

海岸桐叶片抗氧化酶活性以及各种抗逆性物质的含量如图 3 所示。在正常水分下，海岸桐的 SOD 活性、CAT 活性、POD 活性、MDA 含量与 PRO 含量分别为 125.531 U g^{-1} 、105.148 U g^{-1} 、25.161 U g^{-1} 、116.584 nmol g^{-1}、26.975 nmol g^{-1}。随着干旱胁迫的加剧，海岸桐的 SOD 活性、CAT 活性和 POD 活性都会增强，且 MDA 含量与 PRO 含量都会增加，在含水量 15%~25%时分别增加到 152.257 U g^{-1}、168.099 U g^{-1}、32.252 U g^{-1}、199.251 nmol g^{-1}、43.354 nmol g^{-1}。随着干旱胁迫的发生，到干旱第 6 天，海岸桐的 CAT 活性、MDA 含量与 PRO 含量出现明显的增幅，随着干旱程度的增强，到了干旱的第 18 天，其 CAT 活性与 PRO 含量一直增加为正常水分时的 159.9%与 160.7%，MDA 含量出现减少的趋势。在干旱胁迫过程中，SOD 活性与 POD 活性持续增加但增幅较小，分别只增加到正常水分时的 121.3%、128.2%。在干旱胁迫期间，在低度干旱胁迫下海岸桐的 MDA 含量与 PRO 含量及 SOD、CAT、POD 活性与对照无显著差异，随着干旱胁迫的加剧，在重度干旱胁迫下出现显著差异。



1. 正常；**2**. 低度干旱；**3**. 中度干旱；**4**. 重度干旱。不同字母表示组间差异显著(P<0.05)。

1. CK; **2**. Low drought; **3**. Medium drought; **4**. High drought. Different letters indicate significant differences between groups (P<0.05).

图 3 干旱胁迫对叶片MDA、Pro含量及SOD、CAT、POD活性的影响

Fig. 3 Effects of drought stress on leaf MDA and Pro contents and the activities of SOD, POD and CAT enzymes

2.3 根茎叶营养物质含量与叶片叶绿素含量的测定

海岸桐的根茎叶营养物质含量如表 2 所示。从表 2 可以看出，海岸桐的根部中氮、磷、钾元素含量较少，但随着干旱程度的增强，其营养物质含量呈增加的趋势，全氮、全磷、全钾含量最高可达 11.83、1.089、9.804 g kg^{-1}，氮磷比、钾磷比与钾氮比分别在 7.907~12.575、0.096~0.135 和 0.940~1.375 之间。海岸桐的茎部中氮、磷、钾元素含量比根部有所增加，全氮、全磷、全钾含量最高可达 13.942、1.986、10.998 g kg^{-1}，氮磷比、钾磷比与钾氮比分别在 5.818~10.073、0.126~0.187 和 1.068~1.378 之间。海岸桐的叶片中氮、磷、钾元素含量明显高于根茎部，全氮、全磷、全钾含量最高可达 15.631、3.007、24.477 g kg^{-1}，氮磷比、钾磷比与钾氮比分别在 4.846~10.460、0.056~0.181 和 0.583~0.876 之间。

海岸桐的叶片叶绿素含量如表 3 所示。从表 3 可以看出，在正常水分条件下，海岸桐的叶片叶绿素 a、叶绿素 b 与叶绿素总含量分别为 1.668、0.709、2.317 mg g^{-1}。 随着干旱胁迫的进一步发生， 海岸桐的叶片叶绿素 a、叶绿素 b、叶绿素总含量均有所减少，分别减少到 1.467、0.526、1.831 mg g^{-1}。叶绿素 a/b 的比值大小在 2.389~2.862 之间，呈现先增加再小幅减小的趋势。

表 2 海岸桐植株的营养物质含量

Table 2 Nutrient contents in *Guettarda speciosa*

植物组织 Plant tissue	处理组 Treatment group	各指标数值 Value of each indicator					
		全氮含量 Total nitrogen content (g kg^{-1})	全磷含量 Total phosphorus content (g kg^{-1})	全钾含量 Total kalium content (g kg^{-1})	氮磷比 N/P ratio	磷钾比 P/K ratio	氮钾比 N/K ratio
根部营养物质含量 Root nutrient content	正常 CK	8.265	0.994	8.164	8.318	0.122	1.012
	低度干旱 Low drought	10.036	0.985	7.298	10.191	0.135	1.375
	中度干旱 Medium	11.836	0.941	9.804	12.575	0.096	1.207

	drought						
	重度干旱 High drought	8.608	1.089	9.155	7.907	0.119	0.94
茎部营养物质含量 Stem nutrient content	正常 CK	11.521	1.561	8.362	7.379	0.187	1.378
	低度干旱 Low drought	11.951	1.523	8.68	7.849	0.175	1.377
	中度干旱 Medium drought	13.942	1.384	10.998	10.073	0.126	1.268
	重度干旱 High drought	11.556	1.986	10.817	5.818	0.184	1.068
叶部营养物质含量 Leaf nutrient content	正常 CK	14.572	3.007	16.636	4.846	0.181	0.876
	低度干旱 Low drought	13.701	1.35	18.788	10.152	0.072	0.729
	中度干旱 Medium drought	14.264	1.364	24.477	10.46	0.056	0.583
	重度干旱 High drought	15.631	2.453	24.209	6.373	0.101	0.646

表 3 海岸桐叶片叶绿素含量

Table 3 Contents of chlorophyll in the leaf of *Guettarda speciosa*

指标 Index	各处理组数值 Values of each treatment group			
	正常 CK	低度干旱 Low drought	中度干旱 Medium drought	重度干旱 High drought
叶绿素 a 含量 Chlorophyll a content	1.668±0.023a	1.639±0.064a	1.553±0.072a	1.467±0.135a
叶绿素 b 含量	0.709±0.102a	0.640±0.081a	0.546±0.058a	0.526±0.059a

Chlorophyll b content				
叶绿素 a+b 含量 Chlorophyll a+b content	2.317±0.174a	2.169±0.194ab	1.931±0.149ab	1.831±0.202b
叶绿素 a 与 b 含量比值 Chlorophyll a/b	2.389	2.588	2.862	2.802

3 讨论与结论

南沙岛礁土壤以珊瑚砂为主，保水性差，缺乏真正的土壤及肥力，土壤贫瘠，营养元素含量低。岛礁上海风大、高盐、土壤 pH 值高、光照强烈、蒸发强烈、旱季特别干旱。因而，对海岸桐这种热带滨海植物进行抗旱生物学特性研究，能对我国南沙岛礁植被构建和恢复过程中的植物引种工作提供一定的基础资料和参考。

从形态解剖学特征来看，随着干旱程度增强，海岸桐叶片厚度、栅栏组织与海绵组织的比值、栅栏组织厚度、上表皮厚度增加，海绵组织厚度、下表皮厚度、栅栏组织宽度有减少趋势。这表明岸桐对水分胁迫的环境条件具有很好的适应性，能减少植物缺水萎蔫时的机械损伤（郭慧等，2009）和减少植物蒸腾适应水分短缺（李芳兰等，2005），且能够储藏水分以应对水分缺失的环境变化，说明海岸桐控制水分能力较好，抗旱性较强。

从不同干旱胁迫程度对海岸桐的抗氧化酶活性及抗逆性物质的影响研究中，结果表示，随着干旱胁迫的发生和加剧，丙二醛（MDA）含量有所增加，在整个干旱过程中呈现先增加后减少的趋势，且增幅较小。超氧化物歧化酶（SOD）、过氧化物酶（POD）和过氧化氢酶（CAT）都随着干旱胁迫的加剧而增强，与 CAT 活性增强幅度相比，POD 活性增强幅度较小，但 SOD、POD 与 CAT 活性尚未出现达到最高值的趋势。这表明海岸桐受到干旱胁迫，打破植物体内活性氧自由基的产生和清除的动态平衡状态（赵雅静等，2009），积累大量活性氧，引起膜脂过氧化作用（Fridovich, 1975），导致植物受伤害或者衰老。但植物内源活性氧自由基清除剂活性都增强（克热木·伊力，2004），能有效清除活性氧自由基 O^{2-}和 H_2O_2 等物质（郭艳等，2016），能够保护膜系统不受损伤（万善霞等，1997）。说明海岸桐受伤害的程度小，膜透性大，能通过抗氧化酶清除活性氧自由基从而保护膜系统防止植物组织受伤害或衰老具有很强的抵御干旱的能力，能够抵抗重度干旱胁迫的环境。研究表明，与正常水

分时相比，随着干旱胁迫的加剧，海岸桐 PRO 含量不断增加，能够帮助海岸桐降低细胞渗透势（吴金山等，2017），维持细胞膨压，这也说明海岸桐具有适应干旱胁迫环境的能力与较好的抗旱性（张学奎，2006）。

从海岸桐的根茎叶营养元素与叶片叶绿素含量来看，海岸桐的根茎叶部分的氮磷比均小于 14，但是三个部分的氮磷比值由大到小排列：叶部>茎部>根部，海岸桐吸收利用钾元素含量增加。随着干旱程度的增强，海岸桐的叶片叶绿素总含量持续下降，海岸桐的叶片叶绿素 a 和叶绿素 b 也都随着干旱胁迫的进一步发生不断减少，且叶绿素 a/b 比值呈现先增加再小幅减小的趋势。这表明氮元素是限制海岸桐生长的主要原因（张珂等，2014），但海岸桐能吸收钾元素以提高净光合作用速率（吕金岭等，2012）得以正常生长，但其叶绿素受到了干旱胁迫的破坏，影响了光合速率（牟建梅等，2014），可受破坏的程度不高，叶绿素 a 和叶绿素 b 的比值变化也没有对植物光合作用的降低产生影响（李吉跃，1990）。这说明海岸桐对干旱环境具有适应性，能够在干旱贫瘠的环境中较好地生长，抗逆性较强。

因此，从水分胁迫与养分胁迫因素考虑，海岸桐可作为热带珊瑚砂岛礁群落构建的先锋树种，引种栽植于我国南沙群岛等热带珊瑚砂岛礁进行植被构建与生态恢复。当然，本研究仅对海岸桐的抗旱生理特性进行了测定和分析，全面掌握海岸桐在热带珊瑚砂岛礁的适应能力，后续还需进行不同基质配比、养分、环境温度等因子的实验研究加以进一步验证。

参考文献：

Amalo K, Chen GX, Asade K, 1994. Separate assays specific for ascorbate peroxid as eand guaiacol peroxidase and for the chloroplastic and cytosolic isozymes of ascorbate peroxidase im plants [J]. Plant Cell Physiology, 35: 497-504.

CORNELISSEN JHC, LAVOREL S, GARNIER E, et al., 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide [J]. Aust J Bot, 51: 335-380.

Flora of China Editorial Committee CAS, 1990. Flora Reipublicae Popularis Sinicae [M]. Beijing: Science Press.［中国科学院中国植物志编委会，1990. 中国植物志[M]. 北京：科学出版社.］

FRIDOVICH I, 1975. The biology of oxygen radical [J]. Science, 201: 875-880.

GAO JF, 2006. Experimental guidance of plant physiology[M]. Beijing: Higher Education Press.

［高俊凤，2006. 植物生理学实验指导[M]. 北京：高等教育出版社.］

GUO H, lV CP, ZHENG Z, et al., 2009. Research progress on drought resistance of garden plants [J]. Anhui Agric Sci Bull, 15(7): 53-55.［郭慧，吕长平，郑智，等，2009. 园林植物抗旱性研究进展[J]. 安徽农学通报，15(7):53-55.］

GUO Y, HOU YX, SONG JL, et al., 2016. Changes of protective enzyme activity in leaves of jujube under water stress [J]. Shanxi Fruits, 16(2): 1-3.［郭艳，侯艳霞，宋金龙，等，2016. 水分胁迫下酸枣叶片中保护酶活性的变化[J]. 山西果树，16(2):1-3.］

KARIM AL, YUAN L, QIMAN YNS, et al., 2004. Effect of salt tolerance on activity of SOD, CAT, POD of Pistachio [J]. Xinjiang Agric Sci, 41(3) : 129-134.［克热木·伊力，袁琳，齐曼·尤努斯，等，2004. 盐胁迫对阿月浑子 SOD、CAT、POD 活性的影响[J]. 新疆农业科学，41(3):129－134.］

LI FL, BAO WK, 2005. Response and adaptation of plant leaf morphology and anatomy to environmental changes[J]. Chinese Bulletin of Botany, 22(Suppl): 118-127.［李芳兰，包维楷，2005. 植物叶片形态解剖结构对环境变化的响应与适应[J]. 植物学通报，22(增刊):118-127.］

LI HS, 2000. Principles and techniques of plant physiological and biochemical experiments[M]. Beijing: Higher Education Press: 261-263.［李合生，2000. 植物生理生化实验原理和技术[M]. 北京:高等教育出版社:261-263.］

LI JY, 1990.Drought tolerance characteristics of main afforestation tree species in taihang mountains [D]. Beijing: Library of Beijing Forestry University.［李吉跃，1990. 太行山区主要造林树种耐旱特性的研究[D].北京：北京林业大学图书馆.］

LI YH, HUANG XP, YUE W, et al., 2004. Ecological study of coral reef and intertidal benthos around Yongxing Island, South China sea [J]. Oceanol Limnol Sin, 2: 176-182.［李颖虹，黄小平，岳维忠，等，2004. 西沙永兴岛珊瑚礁与礁坪生物生态学研究[J]. 海洋与湖沼，2:176－182.］

LIANG Y, WANG M, GUO J, et al., 2007. Morphologies and structures of seedlings and their phylogenies for three species in three genera of Ranunculaceae [J]. Acta Bot Boreal-Occident Sin, 27(7) : 1357-1363.［梁彦，汪矛，郭洁，等，2007. 3 属 3 种毛茛科植物幼苗形态结构及其系统演化分析[J]. 西北植物学报，27(7):1357－1363.］

LIU DM, CHEN HF,WANG FG, et al., 2015. Investigation on introduction of species on islands

and reefs of China's nansha qundao[J]. J Trop Subtrop Bot, 23(2): 167-175. ［刘东明, 陈红锋, 王发国, 等，2015. 我国南沙群岛岛礁引种植物调查[J]. 热带亚热带植物学报, 23(2):167-175.］

LV JL, WU RG, FAN YQ, et al., 2012. Relationship between fertilization and drought resistance of crops under drought conditions [J]. J Jiangxi Agric Sci, 24(2): 6-10. ［吕金岭，吴儒刚，范业泉，等，2012. 干旱条件下施肥与作物抗旱性的关系[J]. 江西农业学报，24(2):6-10.］

MOU JM, ZHANG GQ, LIU FJ, et al., 2004. Determination of chlorophyll content in Y Chinese cabbage [J]. Jiangsu Agric Sci, 42(9): 289-290.［牟建梅，张国芹，刘凤军，等, 2014. Y 白菜叶绿素含量的测定方法筛选[J]. 江苏农业科学，42(9)：289-290.］

REN H, JIAN SG, ZHANG QM, et al., 2017. Plant and vegetation status of Nanhai Zhudao, China [J]. Ecol Environ, 26(10): 1639-1648.［任海, 简曙光, 张倩媚, 等，2017. 中国南海诸岛的植物和植被现状[J]. 生态环境学报, 26(10):1639-1648.］

WAN SX, QING L, YU TQ, et al., 1997. Effects of water stress on peroxidase, superoxide dismutase activity and isoenzyme spectrum of Chinese chestnut seedlings [J]. Journal of Beijing University OF Agriculture, 12(3): 20-25.［万善霞，秦岭，于同泉，等，1997. 水分胁迫对板栗幼苗过氧化物酶、超氧化物歧化酶活力及同工酶谱的影响[J]. 北京农学院学报，12(3):20－25.］

WANG RJ, REN H, 2017. Indigenous plants of south China coastal zone and their utilization for ecological restoration[M]. Guangzhou: Guangdong Science & Technology Press.［王瑞江，任海，2017. 华南海岸带乡土植物及其生态恢复利用 [M]. 广州:广东科技出版社.］

WANG XH, LIU N, REN H, et al., 2017. Ecological and biological characteristics of *Pisonia grandis* [J]. Guihaia, 37(12) : 1489-1497.［王馨慧，刘楠，任海，等，2017. 抗风桐(*Pisonia grandis*) 的生态生物学特征[J]. 广西植物，37(12):1489－1497.］

WU JS, ZHANG JH, LI R, et al., 2017. Research progress on physiological mechanism and adaptability of plants to drought stress [J]. J Shanxi Agric Univ, 37(6): 452.［吴金山，张景欢，李瑞杰，等，2017. 植物对干旱胁迫的生理机制及适应性研究进展[J]. 山西农业大学学报，37(6):452.］

XING FW, WU DL, LI ZX, et al., 1994. Overview of plants and vegetation of nansha islands in China [J]. Guihaia, 14(2): 151-156.［邢福武, 吴德邻, 李泽贤, 等，1994. 我国南沙群岛的

植物与植被概况[J]. 广西植物, 14(2):151-156.]

XU BB, LIU N, REN H, et al., 2018. Stress resistance biological characteristics of *Scaevola sericea* in Paracel Islands [J]. Guihaia, 38(10) : 1277-1285. [徐贝贝，刘楠，任海，等. 西沙群岛草海桐的抗逆生物学特性[J]. 广西植物，38(10):1277－1285.]

ZHANG K, HE PZ, LI XR, et al., 2014. Foliar carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry of typical desert plants across the Alashan Desert[J]. Acta Ecol Sin, 34 (22): 6538-6547. [张珂，何朋珠，李新荣，等，2014. 阿拉善荒漠典型植物叶片 C、N、P 化学计量特征[J]. 生态学报，34(22):6538－6547.]

ZHANG SK, HUANG Y, JIAN SG, et al., 2019. Stress resistance biological characteristics of Calophyllum inophyllum of tropical coastal plants[J]. J Trop Subtrop Bot, 27(4): 391-398. [张世柯, 黄耀, 简曙光, 等, 2019. 热带滨海植物红厚壳的抗逆生物学特性[J]. 热带亚热带植物学报, 27(4):391-398.]

ZHANG XK, 2006. Principles and techniques of plant physiological and biochemical experiments [M]. Beijing: Higher Education Press. [张学奎，2006. 植物生理生化实验原理和技术[M]. 北京: 高等教育出版社.]

ZHANG XZ, 1992. Method of crop physiology research[M]. Beijing: Agricultural Press: 131-207. [张宪政, 1992. 作物生理研究法[M]. 北京: 农业出版社:131-207.]

ZHAO YJ, WENG BQ, WANG YX, et al., 2009. Physiological and ecological responses of plants to drought stress and research progress[J]. Fujian Sci Technol Rice Wheat, 27(2): 45-50. [赵雅静，翁伯琦，王义祥, 等, 2009. 植物对干旱胁迫的生理生态响应及其研究进展[J]. 福建稻麦科技，27(2):45-50.]

ZOU Q, 2000. Guideline of experiments in plant physiology[M]. Beijing: China Agriculture Press. [邹琦，2000. 植物生理学实验指导[M]. 北京: 中国农业出版社.]